

ON TWO NEW TYPES OF LIFE HISTORY IN THE RHODOPHYTA *

F. MAGNE**

RÉSUMÉ. — Les cycles de développement du *Palmaria palmata* et du *Rhodophysemma elegans* sont interprétés comme des dérivés du cycle de type *Polysiphonia* par intervention de deux mécanismes : 1) la possibilité pour chacune des trois générations de devenir parasite sur la précédente et 2) la possibilité pour chacune de subir une réduction morphologique; en outre, des comparaisons sont faites entre ces deux types de cycles et ceux des Phyllophoracées à tétrasporoblastes et du *Liagora tetrasporifera*. Ces considérations montrent que toutes les caractéristiques distinctives proposées jusqu'ici pour définir l'ordre des Palmariales sont en fait l'aboutissement d'une évolution régressive et qu'il y a nécessité de rechercher d'autres caractères systématiques.

SUMMARY. — The life cycles in *Palmaria palmata* and *Rhodophysemma elegans* are interpreted as derivatives from the *Polysiphonia*-type by the intervention of two mechanisms : 1) the ability for each of the three generations to become parasitic on the precedent one and 2) the ability for each of them to be reduced; moreover some comparisons are proposed between these 2 types of life-histories and those of Phyllophoraceae with tetrasporoblast and of *Liagora tetrasporifera*. Such considerations show that all the characteristics proposed to date to define the order of Palmariales are in fact the conclusion of a regressive evolution and create a need for more systematic characters.

Two interesting findings have recently focused the interest towards the life history of the Rhodophyta : the discovery of the life history of *Palmaria palmata* by VAN DER MEER and TODD (1980) and that of *Rhodophysemma elegans* by DECEW and WEST (1982).

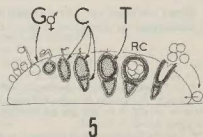
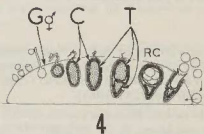
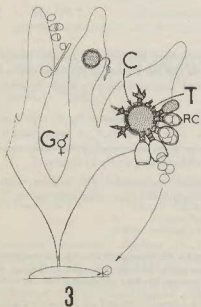
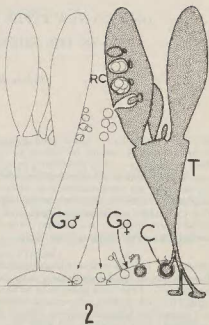
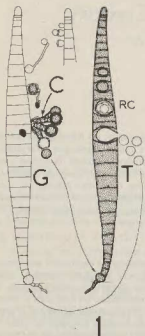
In each of these two species, the life history is of a quite different type from the one known as the «*Polysiphonia*-type» that characterizes the great majority of the Rhodophyta (fig. 1). Besides this very spread *Polysiphonia*-type, some others are existing that were for a time considered frequently as aberrant.

About ten years ago I have shown that such «abnormal» life histories could be interpreted as derivatives from the *Polysiphonia*-type consecutively to the

* Ce texte en anglais est exactement celui qui a été exposé durant le «1st International Phycological Congress», St John's, Terre-Neuve, août 1982. En raison de la brièveté du temps de parole, il ne m'a pas été possible d'exposer les idées qui font l'objet des notes complémentaires, en français.

** Lab. de Biologie végétale marine, 7, quai Saint-Bernard, 75230 Paris Cedex 05, France.





intervention, separately or conjointly, of two phenomena: first the faculty, for each of the three successive generations of the life cycle, to implant parasitically on the precedent one; second the faculty of suffer a morphological reduction.

The two recently discovered types of life histories can be interpreted in the same way.

In *Palmaria palmata*, the life cycle can be pictured with the following scheme (fig. 2): the tetraspores, formed after meiosis, give dioecious gametophytes; the male gametophyte is fully grown but the female one is reduced to its basal disc. The carpogonium — not supported by a carpogonial branch — does not develop a carposporophyte after fertilization as in the other Florideophycidae, but a tetrasporophyte that is in first parasitic on the female gametophyte before it elaborates its own fixation disc and at last its erect frond.

According to my understanding, we must admit that the zygote represents simultaneously: 1) the zygote itself, 2) the carposporophyte that in principle it should produce and 3) one carpospore that will give the tetrasporophyte. This condensed life cycle is very close to that is known in some Phyllophoraceae with tetrasporoblast (fig. 3). However, in such species, the gametophyte is not reduced while the tetrasporophyte, on the contrary, is reduced to a nemathecia parasitic on the gametophyte.

In *Rhodophysema elegans*, the individuals are monoecious gametophytes and their vegetatives system is a disc. The zygote enlarges and become longer then divides transversely into two cells; the terminal cell becomes a tetrasporocyst and the proximal one a supporting cell. The resulting life cycle can be interpreted in two ways:

First (fig. 4), one can see in it a case similar to that of *Palmaria* or Phyllophoraceae, the zygote representing simultaneously 1) itself, 2) the carposporophyte and 3) the only produced carpospore that gives origin to a tetrasporophyte reduced to two cells, one of them being a tetrasporocyst.

But, according to the second interpretation (fig. 5), we can consider that the two cells issued from the division of the zygote represent a bicellular carpospo-

Fig. 1 à 5. — (Sur toutes ces figures, ainsi que sur les fig. 6 et 7, on lira : G = gamétophyte, C = carposporophyte, T = tétrasporophyte, RC = place de la méiose, démontrée ou supposée; en outre, les éléments haploïdes sont figurés en clair, les éléments diploïdes en gris; le gamétophyte est limité par un trait fin, le tétrasporophyte par un trait épais, le carposporophyte par un trait mixte) 1 : Cycle de type *Polysiphonia*, d'après les résultats de YAMANOUCHI (1907). 2 : Cycle de *Palmaria palmata*, d'après les résultats de VAN DER MEER et TODD (1980). 3 : Cycle des Phyllophoracées à tétrasporoblastes, d'après les résultats de ROSENGINGE (1929), CHEMIN (1933), DOUBT (1935), SCHOTTER (1968), ARDRÉ (1978). 4 et 5 : Cycle de *Rhodophysema elegans*, inspiré des résultats de DECEW et WEST; en 4, on a considéré que le zygote se mue en un carposporophyte puis celui-ci en un tétrasporophyte qui se développe alors, selon un processus équivalent à celui des Phyllophoracées à tétrasporoblastes; en 5, on a considéré que le zygote évolue immédiatement en un carposporophyte, puis que la cellule terminale de celui-ci se mue en un tétrasporophyte réduit à un seul tétrasporocyste, selon un processus équivalent à celui qu'on connaît chez *Liagora tetrasporifera*.

rophyte bearing only one carposporocyst that is the terminal cell whose content represents simultaneously 1) a carpospore, 2) the tetrasporophyte that must be produced by it and 3) the only one tetrasporocyst it gives. According to such interpretation, this life cycle is close to that of *Liagora tetrasporifera* that is pictured with the fig. 6.

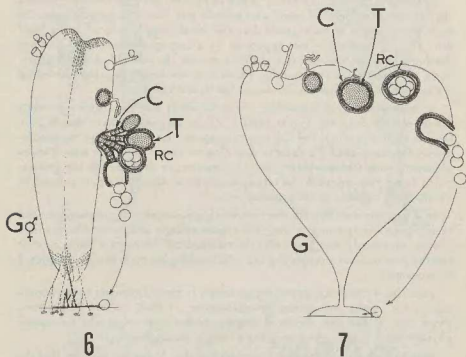


Fig. 6 et 7. — 6 : Cycle de *Liagora tetrasporifera* d'après les résultats de BØRGESSEN (1927) et de COUTÉ (1976) - 7 : Cycle d'une Rhodophycée «monogénétique», selon une hypothèse de MAGNE (1972).

So, in *Rhodophysema*, the stalk-cell can be of tetrasporophytic or carposporophytic nature.

During the last years, great consideration has been given to the presence of a stalk-cell under tetrasporocyst; the definition of the order Palmariales, as proposed by GUIRY and IRVINE (in GUIRY 1978) is essentially based on this character that exists in *Palmaria palmata* and *Halosaccion ramentaceum*.

VAN DER MEER (1981), pointing out the identity of the life history in the two species, suggests that the lack of carposporophyte could be considered as a supplementary characteristic of the order. At last, DECEW and WEST (1982),

proposing to include in the *Palmariales* the genus *Rhodophysema*, *Coriophyllum* and perhaps *Hildenbrandia* and *Ahnfeltia*, implicitly allow that the lack of carpogonial branch should be one more characteristic.

One must notice that the three characters retained for the definition of that order are probably the result of a regressive evolution.

Indeed, it is difficult to admit that the lack of a carposporophyte as well as the lack of a carpogonial branch could be primitive characters in the multiaxial and very complex forms considered here, while all other similar Rhodophyta are provided with them : it seems more convenient to interpret them as the result of a regressive evolution. Moreover, in *Rhodophysema* and similar genuses, the stalk cell of the tetrasporocyst, of uncertain nature, cannot be assimilated with certainty to that of *Palmaria* of tetrasporophytic nature. Incidentally, the stalk cell in this latter genus could also be the result of a regressive evolution from a more complex structure, as that is, after SVEDELIUS (1942), for the species of the section *Acrosporangiatæ* in the genus *Galaxaura* (fig. 8).

In conclusion, it seems that the criterions retained to date for the definition of the order *Palmariales* can express as well evolutionary convergences as true affinities; new criterions then must be proposed.

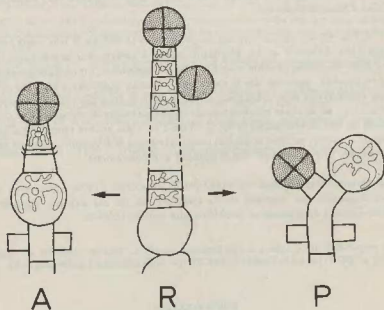


Fig. 8. — Les relations phylogénétiques entre les différents types de tétrasporophytes au sein du g. *Galaxaura*, selon les idées de SVEDELIUS (inspiré de sa fig. 80, p. 138, 1942) (A = type *Acrosporangiatæ*, P = type *Pleurosporangiatæ*, R = type *Rhodura*).

NOTES COMPLÉMENTAIRES

a) La réduction de certaines générations — parfois jusqu'à n'être plus représentées que par une seule cellule — qui, dans les hypothèses ci-dessus, est supposée être intervenue au cours de l'évolution phylogénétique, peut exister au cours du développement ontogénétique. Ainsi, selon WEST (1970), chez *Rhodochorton purpureum* où, en principe, le zygote donne un carposporophyte évident bien qu'atypique dont les cellules germent ensuite en un tétrasporophyte, dans certains cas ce dernier se forme directement à partir du zygote; on peut donc considérer celui-ci comme représentant à la fois lui-même, le carposporophyte qu'il aurait dû produire et, enfin, l'unique carposporocyste formé par ce dernier.

b) Le thalle actuel, en croûte minuscule, du *Rhodophysema elegans*, peut être considéré comme le résultat d'une évolution régressive ayant frappé un gamétophyte formé à l'origine d'une fronde dressée portée par un disque de base; la régression n'aurait laissé subsister que ce dernier, tout comme cela semble s'être produit pour le gamétophyte femelle de *Palmaria palmata*.

Cette hypothèse, c'est évident, peut aussi s'appliquer au cas des autres algues qui, selon DECEW et WEST (1982), auraient un cycle identique : *Coriophyllum expansum*, *Rhodophysemaopsis laminariae*, *Hildenbrandia* sp., toutes caractérisées par une structure très simple qu'on retrouve dans les disques de base de nombreuses Rhodophycées et que CABIOC'H et GIRAUD (1982) viennent de qualifier d'hildenbrandioïde.

c) Si l'on admet que le carposporophyte peut se réduire à une seule cellule, comme chez *Palmaria* et les Phyllophoracées à tétrasporoblastes, et le tétrasporophyte de même, comme chez *Ligogora tetrasporifera*, on ne doit pas repousser l'éventualité que ces deux processus puissent coexister chez une même espèce. Nous avons déjà (MAGNE, 1972, p. 263, l. 16 à 22) envisagé la possibilité d'un tel cas; le cycle résultant serait monogénétique en apparence et correspondrait en fait au schéma de la fig. 7. Si on n'en a pas encore rencontré d'exemple dans la nature, on doit toutefois reconnaître que le *Rhodophysema* en représente le stade phylogénétique qui le précède immédiatement.

La récente contribution de PUESCHEL et COLE (1982), qui nous était encore inconnue au moment de la composition de cet exposé, apporte un premier élément de réponse au problème que soulève celui-ci.

La préparation de ce texte a été facilitée par l'envoi, à l'état de manuscrit, du texte de DECEW et WEST, par le Dr Thomas C. DECEW que nous remercions très vivement ici.

BIBLIOGRAPHIE

- ARDRE, F., 1978 — Sur les cycles morphologiques du *Gymnogongrus crenulatus* et du *Gymnogongrus devoniensis* (Gigartinales, Phyllophoracées) en culture. *Revue Algologique*, N.S. 13 (2) : 151-176.

- BØRGENSEN, F., 1927 — Marine algae from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceae. Part I. Bangiales and Nematinales. *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Meddelel.* VI, 6 : 1-97.
- CABIOCH, J. et GIRAUD, G., 1982 — La structure hildenbrandioides, stratégie adaptative chez les Floridées. *Phycologia* 21 (3) : 307-315.
- CHEMIN, E., 1933 — Sur le mode de reproduction de *Gymnogongrus Griffithsiae* Mart. et de quelques espèces du même genre. *Bull. Soc. bot. Fr.* 80 : 755-770.
- COUTÉ, A., 1976 — Étude comparative des cycles du *Liagora tetrasporifera* Boerg. et du *Liagora distenta* (Mert.) C. Ag. en culture. *Revue Algologique, N.S.* 11 (3/4) : 273-297.
- DE CEW, T.C. et WEST, J.A., 1982 — A sexual life history in *Rhodophysemia* : a reinterpretation. *Phycologia* 21 (1) : 67-74.
- DOUBT, D.G., 1935 — Notes on two species of *Gymnogongrus*. *Amer. J. Bot.* 22 : 294-310.
- GUIRY, M.D., 1978 — The importance of sporangia in the classification of the Florideophyceae. *Syst. Ass. special vol. 10* (Modern approaches to the taxonomy of the Red and Brown Algae, Irvine and Price ed., Acad. Press. 111-144).
- MAGNE, F., 1972 — Le cycle des Rhodophycées et son évolution. *Bull. Soc. bot. Fr. Mem.* : 247-268.
- PUESCHEL, C.M. et COLE, K.M., 1982 — Rhodophycean pit plugs : an ultrastructural survey with taxonomic implications. *Amer. J. Bot.* 69 (5) : 703-720.
- ROSENVINGE, I.K., 1929 — *Phyllophora Brodiaei* and *Actinococcus subcutaneus*. *Kgl. Dansk. Vidensk. Selskab. Biol. Meddelelser* 8 : 3-40.
- SCHOTTER, G., 1968 — Recherches sur les Phyllophoracées. Notes posthumes publiées par J. Feldmann et M. F. Magne. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco* 67 : 1-99.
- SVEDELIUS, N., 1942 — Zytologisch-Entwicklungsgeschichtliche Studien über *Galaxaura*, eine diplobiontische Nematinales-Gattung. *Nov. Act. Reg. Soc. Sci. Upsaliensis ser. IV.* 13 : 1-154.
- VAN DER MEER, J.P., 1981 — The life history of *Halosaccion ramentaceum*. *Can. J. Bot.*, 59 (4) : 433-436.
- VAN DER MEER, J.P. et TODD, E.R., 1980 — The life history of *Palmaria palmata* in culture. A new type for the Rhodophyta. *Can. J. Bot.* 58 (11) : 1250-1256.
- WEST, J.A., 1970 — A monoecious isolate of *Rhodochorton purpureum*. *J. Phycol.* : 6, 368-370.
- YAMANOUCHI, S., 1907 — The life history of *Polysiphonia*. *Bot. Gaz.* 42 : 401-449.